

Bárdos Dániel:

Makroevolúció, minimalizmus és a paleobiológiai forradalom

Az, hogy az evolúció alacsonyabb szintű mechanizmusai milyen kapcsolatban állnak az olyan nagyobb léptékű, földtörténeti skálán közvetett módon megfigyelhető mintázatokkal, mint például a fajok keletkezése és kihalása, az evolúciós biológia egyik legrégebbi, Darwin óta tartó vitája. Az ilyen nagyobb léptékű mintázatok, vagyis a földi élet történetéről szóló ismereteink fő forrása a paleontológia. Bár a paleontológia által szolgáltatott adatok a 19. században kulcsfontosságú szerepet játszottak az evolúciós elmélet kidolgozásában, ennek ellenére a diszciplína státusza és viszonya az evolúcióval foglalkozó többi tudományhoz a múlt század második feléig meglehetősen ambivalens volt. Tanulmányomban a makroevolúció koncepciójának változását, illetve ezzel párhuzamosan annak a folyamatnak néhány állomását vizsgálom meg, hogy Darwintól kezdődően hogyan változott a paleontológia és az uralkodó evolúciós diszciplínák közti kapcsolat.

Darwin dilemmája

Darwin *A fajok eredetében* egy egész fejezetet szentelt a geológiai adatok hiányosságainak magyarázatára, mivel úgy gondolta, hogy az átmeneti formák hiánya az elméletével szemben felhozható egyik leg súlyosabb ellenvetés. Ha az általa propagált elképzelés igaz, vagyis a fajok lassú és fokozatos változás során egy közös ősből évmilliók alatt alakultak ki, akkor a fosszilis rekordnak számtalan átmeneti formát kellett megőriznie. Darwin felteszi a kérdést: „Miért nincsen akkor tele minden geológiai formáció és minden egyes réteg az efféle közbülső láncszemekkel?” (Darwin 2006, 271). Ahhoz, hogy *A fajok eredetében* védelmezett filetikus gradualizmus elképzelése – vagyis, hogy az új fajok kialakulása lassú és állandó tempójú folyamat – tartható álláspont lehessen, valahogyan el kell számolni a fosszilis rekordban található lyukakkal. Egy Charles Lyell-től kölcsönzött metaforával élve Darwin azt mondja, tekintsünk úgy a geológiai rekordra, mint egy könyvre, ami mintha

a világ hiányosan megírt és változó nyelvjárásokban feljegyzett története volna, [amiből] csupán egy kötet van meg, ami ráadásul csak egy-két országot tárgyal; az egyetlen kötetnek is csak néhány rövid fejezete maradt épen, s minden oldalon csupán itt-ott néhány sor. Darwin 2006, 295.

A fenotipikus lyukak magára a fosszilis rekord hiányosságaira vezethetők vissza, amit pedig magyarázni tudunk a fosszilizáció ritkaságával és a geológiai folyamatok pusztító hatásaival.

A fossziliák tehát elengedhetetlenek ahhoz, hogy bizonyítékokat szerezzünk az evolúció alakulására vonatkozóan, ugyanakkor az adatsorok hiányossága miatt nem építhetünk rájuk túlságosan. Ezt a problémát nevezi David Sepkoski tudománytörténész „Darwin dilemmájának” (Sepkoski 2012, 5): úgy tűnik, hogy a paleontológiára egyfelől szükség van, mint az evolúció tényleges alakulására vonatkozó evidenciák forrására, másfelől azonban státusza problematikus is a fosszilis rekord hiányossága és tökéletlensége miatt. A dilemma azt eredményezte, hogy a 19. század végén intézményesülő paleontológia ambivalens helyzetben találta magát. A biológia a 19. század első felét meghatározó *natural history* felől az egyre magasabb fokú teoretizáció irányába fordult. Ehhez kapcsolódott a jelentős társadalmi elismertséget kivívó fizika és kémia alapvető szemléletének és módszereinek alkalmazása, vagyis a biológia mindinkább kísérletező laboratóriumi tudománnyá vált (Gasking 1970). Ebben a helyzetben a paleontológia alapvetően három lehetőség közül választhatott: (i) ignorálni az evolúciót és a morfológiára, ill. rétegtanra koncentrálni egyszerűen elfogadni a deskriptivitást, és az ezzel járó „múzeumi tudomány” státuszát, ami részben öncélú foglalatosságnak, részben pedig a geológia segédtudományának tekinti a paleontológiát; (ii) elfogadni a darwini evolúcióelméletet és kísérletet tenni annak konfirmálására a fosszilis rekordban található lyukak befoltozásával; (iii) elutasítani a darwini evolúciót és valamilyen olyan magyarázat után nézni, amiben a paleontológiai adatsorok nagyobb relevanciával bírnak az elmélet struktúrájára vonatkozóan (Sepkoski 2012, 12–14). Anélkül, hogy a Darwin után következő időszakot részleteiben tárgyalnám, annyit érdemes megjegyezni, hogy a paleontológia fősodra legnagyobb részét az (i) lehetőség mellett tette le a voksát, ami miatt következtében egyre jobban eltávolodott az (evolúció)biológia fősodrától.

A makroevolúció fogalma először Jurii Filipchenko orosz biológus 1927-es, *Variabilität und Variation* című német nyelvű munkájában bukkan fel, de a köztudatba igazán csak tíz évvel később tanítványa, Theodosius Dobzhansky révén kerül be. Filipchenko azt állítja, hogy a fajok szintje feletti taxonok kialakulásáért nem-mendeli alapokon működő citoplazmatikus öröklődés a felelős – ezeknek a magasabb taxonoknak az evolúcióját nevezi makroevolúciónak (Filipchenko 1927, idézi Burian 1988). Dobzhansky átveszi a makroevolúció terminust, azonban mereven elutasítja a Filipchenko által sugallt képet, miszerint a nagyobb léptékű mintázatok kialakításáért, vagyis a makroevolúcióért, a mendeli mechanizmusoktól különböző, distinkt makroevolúciós folyamatok lennének felelősek. Ahogy 1937-es *Genetics and the Origin of Species* című, a modern szintézis egyik alpművének számító könyvében írja: „Nem érthetjük meg másként a geológiai léptékű időt igénylő makroevolúció mechanizmusait, mint az egy emberöltő alatt megfigyelhető, sokszor az ember akarata szerint irányítható, és időnként laboratóriumi kísérletek során megfigyelhető mikroevolúciós folyamatok teljes feltárása révén.” (Dobzhansky 1951, 16). Dobzhansky expliciten egyenlőségjelet tesz a mikroevolúció és a makroevolúció közé, azt állítva, hogy az utóbbi nem igényli elkülönült oksági mechanizmusok létének feltételezését. A különbség mikroevolúció és makroevolúció között csak fokozati, nem pedig minőségbeli – ahogy Ernst Mayr fogalmazza meg néhány évvel később. Az evolúciónak ezt a képét nevezi később Stephen Jay Gould extrapolacionizmusnak: a mikroevolúciós mechanizmusokból következtetünk a makroevolúciós mintázatok kialakulására, azokat mintegy extrapoláljuk egy geológiai léptékű skálán. A makroevolúció fogalma Dobzhanskynál azért jelenik meg, hogy annak oksági elkülönültségét tagadni lehessen.

Dobzhansky álláspontja a neodarwini szintézis „hivatalos” állásfoglalásává is vált a kérdésben – a mikro- és makroevolúció közti kapcsolat kérdése választóvonalná, olyan határmunkálati tereppé vált, ami évtizedekre meghatározta az evolúcióval foglalkozó diszciplínák képét és erőviszonyait. A modern szintézis alpművének számító *Genetics* mérföldkő volt az evolúcióelmélet történetében, mivel egyrészt egyesítette a természetes szelekció általi evolúciót darwini elképzelését a mendeli genetikával, másrészt pedig kutatási programként konkrét metodológiával is segítette az integrációt.¹ A projekt célja mindenekelőtt az

¹ A darwinizmus és neodarwinizmus kapcsolatához lásd Lennox 2008.

evolúcióelmélet egységesítése volt, ez jelentős részben mint intézményesítési és diszciplínaépítési törekvés jelent meg (Smocovitis 1996). Az egységesítés érdekében bizonyos gyakorlatoknak és elméleti elképzeléseknek, mint például a genetika és a populációbiológia, kitüntetett szerepük volt, mások marginalizálódtak (pl. paleontológia), míg egyesek szinte teljesen a diskurzuson kívülre kerültek (pl. az ortogenezis vagy a szaltácionizmus koncepciói).

De mik is voltak azok az episztemikus értékek, melyeket Dobzhansky, majd a modern szintézis többi prominens képviselője is elsődlegesnek tartott a tudományos gyakorlatban? Ahogy Micahel Dietrich megjegyzi: „Dobzhansky célja az evolúció mechanizmusainak vagy folyamatainak megmagyarázása volt, és úgy gondolta, hogy azok megértésére a kutató élete alatt megvalósítható kísérletezés programja nyújtja a legjobb lehetőséget” (Dietrich 2009, 170). A distinkt makroevolúciós mechanizmusok eliminálásának igénye, illetve az ezek létezésével kapcsolatos szkepszis módszertani szkepszis volt, ami egy arra vonatkozó módszertan részét képezte, hogy pontosan milyen szintű kérdésekből és modellekből is érdemes kiindulni a kutatás gyakorlata során. Kim Sterelny az evolúciónak ezeket a megközelítéseit nevezi az evolúció minimalista modelljeinek (Sterelny 2009, 182–185). A modern szintézis az evolúcióbiológiát, mint gének diszkrét populációkon belüli öröklődésének és mutációjának tanulmányozását definiálta. Az evolúció nem más, mint a populációk genetikai összetételének változása – ahogy Dobzhansky tömören megfogalmazta. A legfontosabb teoretikus újítás a matematizált kvantitatív megközelítés megjelenése volt – hogyan modellezhetjük matematikai eszközökkel a gének populációkon belüli viselkedését? Idealizációk és absztrakciók révén leírhatóvá tesznek bizonyos folyamatokat, melyeket kontrollált laboratóriumi körülmények között lehetősége van manipulálni a kutatóknak. Fontos hangsúlyozni, hogy ez a minimalizmusnak csupán egy metodológiai változata, ami jóval gyengébb annak ontológiai felfogásánál.² Míg az előbbi csupán amellettt köteleződik el, hogy tipikusan célszerű valamilyen minimális modellből kiindulni, és a szükséges pontokon bővíteni ezt a modellt, addig az utóbbi a makroevolúciós mintázatok magyarázati redukálhatóságát állítja.

A makroevolúció koncepciója a modern szintézis céljai szempontjából tehát alárendelt szerepet töltött be, ezért a mikroevolúciós folyamatok hatásaink pusztán felhalmozódásaként tekintettek a geológiai skálán megfigyelhető mintázatokra. Voltak azonban akik nyíltan szembeszálltak ezzel az elképzeléssel, és

² A minimalizmus kétféle felfogásáról lásd Bárdos 2014.

azt állították, hogy ez a módszertani minimalizmus nem nyújtja a makroevolúciós mintázatok kielégítő magyarázatát. Richard Goldschmidt 1940-ben megjelent könyvében, a *The Material Basis for Evolution*-ben a szaltacionizmus elképzelésének felelevenítésével nyíltan szembeszáll a neodarwinizmus elképzeléseivel. Vállalkozása céljait tekintve ellentétes volt a modern szintézis képviselőinek törekvéseivel, vagyis a genetika és az evolúcióelmélet egyesítése ellen szállt síkra. Amellett érvel, hogy a makroevolúció a mikroevolúciótól teljesen elkülönül és ahhoz, hogy a magasabb taxonok képződéséhez hasonló nagyobb léptékű folyamatokat megérthessük, nem elég pusztán a genetikai és populációbiológiai folyamatokra koncentrálnunk, hanem magasabb szintű mechanizmusokat kell feltételeznünk. Erre a szerepre bevezeti a rendszermutációk koncepcióját: a magasabb szintű morfológiai változások, melyek a fajok és a magasabb taxonok kialakulásához vezetnek, nem graduálisan, a variációkra gyakorolt szelekciós nyomás hatására jönnek létre, hanem egyetlen, ugrásszerű lépéssel alakulnak ki (Goldschmidt 1982). Ezek az egyedfejlődés szempontjából kulcsfontosságú génekben lejátszódó mutációk – melyeket Goldschmidt makromutációknak nevez – rendkívül gyorsan új fenotípusok kialakulásához vezetnek. Ezeknek a „reményteljes szörnyetegeknak” a többsége életképtelen, néhányuk azonban sikeresen alkalmazkodik a környezethez, ezzel lényegében egy új fajt létrehozva.

A paleobiológiai forradalom

Bár Goldschmidt próbálkozása az önálló makroevolúciós mechanizmusok létezésének bizonyítására a 40-es és 50-es években elutasításra talált a modern szintézis részéről, a mikroevolúció és makroevolúció elkülönültségének alapgondolata újult erővel jelent meg az 1970-es évek elejétől a formálódó paleobiológiában. A paleobiológia harcos agendával lépett fel a modern szintézis vélelmezett dogmatizmusának dominanciája ellen. „Miért legyünk paleontológusok, ha csak arra vagyunk kárhoztatva, hogy verifikáljuk azt, amit az élő organizmusok tanulmányozói közvetlenül is meg tudnak tenni?” – teszi fel a kérdést Stephen Jay Gould és Niles Eldredge, a formálódó diszciplína két központi alakja (Gould – Eldredge 1977, 150).

Amellett érvelek, hogy a paleobiológia megjelenése, mint az evolúciós diszciplínákon belüli határmunkákat fogható fel, aminek a tétje az volt, hogy tudósok mely csoportjai szólhatnak hozzá legitim módon az evolúció természetéről folyó diskurzushoz. Gould és a paleobiológia többi képviselője elégedetlen volt

azzal a pozícióval, melyet a paleontológia az evolúcióval foglalkozó tudományok között elfoglalt.³ A gyakorlatban ez egyfelől szakítást jelentett a deskriptív, geológiai orientációjú paleontológiával, másfelől pedig módszertani közeledést az erősen teoretizált evolúcióbiológiához. A kutatások fókusza a fossziliák morfológiája és rétegtani vizsgálata felől, a kihalt élőlények evolúciójának, ökológiájának és viselkedésének vizsgálata felé fordul. Az explicit cél az, hogy a paleontológia „felzárkózzon” az evolúcióelmélet gerincét alkotó genetika mellé és teoretizált kísérleti tudományként érdemben hozzájárulhasson az evolúcióelmélet struktúráját érintő alapvető kérdésekhez (Sepkoski 2009b, 15).

A formálódó diszciplína viszonya a modern szintézishez némileg ambivalens: bár képviselői hevesen bírálják annak módszertani elköteleződéseit és „dogmatizmusát”, a paleontológia felzárkóztatásának programját mégis annak episztemikus értékeinek átvételével kívánják elérni. Mindkét aspektus világosan látható a paleobiológiai agenda egyes elemeiből, melyeket a következőben röviden bemutatok. Az első alapvető elköteleződés a paleontológia már említett köztes státuszára reflektál: eszerint a paleobiológia többet tud hozzájárulni a biológiához, mint a geológiához. Ennek a meggyőződésnek a látványos megnyilvánulása maga a diszciplína elnevezése is – bár a paleobiológia kifejezés már a 19–20. század fordulóján megjelenik, azonban általánosan elterjedté a 70-es évek intézményesítési törekvéseivel válik. Szakítani kell a Darwin óta uralkodó szemlélettel, ami deskriptív múzeumi foglalatossággá, illetve a kőolajipar szükségletei által vezérelt segédtudománnyá degradálja a paleontológiát. Ahhoz, hogy ez megváltozzon, mindenekelőtt elméletekre van szükség. A deskriptivitással való leszámolás és a teoretizáció igényéből következik az, hogy a paleontológiának – egy tágabb értelemben – kísérletező laboratóriumi tudománnyá kell válnia. Mivel a nyilvánvaló episztemikus aszimmetriák miatt a múlttal való kísérletezés nem lehetséges, a hátrányosságot számítógépes szimulációkkal kell kompenzálni. Ehhez a vizsgálódásokat a látványosabb egyedi fossziliák felől azok tömegei felé irányítsuk. Az egyes organizmusok ugyanis nem tudnak túl sok mindent mondani az evolúcióról – a gyors evolúciójú, nagy számban foszszilizálódó tengeri gerinctelen csoportok kvantitatív vizsgálatával azonban értékes adatsorokhoz juthatunk. A számítógépeknek a múlt század hatvanas éveitől a tudományos kutatásokban való elterjedésével lehetővé vált a paleontológusok számára, hogy területüket jobban teoretizálják, kutatásaikat a digitális adatbázisokon végzett kvantitatív analízis irányba tolják el. Megjelent a kvantitatív

³ A paleobiológiai forradalom intézménytörténeti aspektusához lásd Sepkoski 2009b.

paleontológia, és „[...] a számítógép az 1960-as évektől kezdődően alapvető kutatási eszközzé válik a paleobiológusok számára” (Sepkoski 2012, 105–106).

Meg kell említeni még két olyan, ideológiai jellegű elemet, melyek fontos szerepet játszottak a születő diszciplína identitásának kialakításában. Az egyik ezek közül a redukcionizmus vagy extrapolacionizmus elutasítása, mely véleményem szerint nem elsősorban tudományos kérdésként, hanem mint a mikro- és makroevolúció viszonyát érintő, a paleontológia evolúciós diszciplínákon belül elfoglalt státuszára reflektáló elköteleződésnek jelenik meg. Szükség van a makroevolúció vizsgálatára, tehát szükség van a paleontológiára – sugallják a paleobiológia szószólói. Ez nem jár automatikusan a modern szintézis gyenge minimalizmusának elutasításával, hanem az evolúcióelméleten belüli határok megváltoztatására irányuló törekvéssel van összhangban. A másik ideológiai elem, hogy a modern szintézis projektje nem lehet teljes, „befejezett” míg a makroevolúció vizsgálata, illetve a paleontológia kizorol a központi evolúciós kérdések, illetve diszciplínák közül. A teoretikus paleontológia eszerint érdemben hozzá tud járulni olyan az evolúcióbiológia és a biológia filozófiája körébe tartozó általános kérdésekhez, mint amilyen a szelekció szintjei, az evolúciós trendek vagy a véletlen szerepe – nemcsak, hogy hozzá tud járulni, hanem ezek megválaszolásához elengedhetetlen a paleontológia.

Anélkül, hogy a tanulmány jelenlegi keretéből kilépnénk, feltehetjük a kérdést: az 1970-es években megszülető paleobiológia vajon szembemegy a modern szintézissel vagy befejezi azt? Bár a mozgalom képviselői harcosan léptek fel a klasszikus neodarwini felfogással szemben, az ellentét valójában jóval mérsékeltebb volt, mint azt a retorika sugallta. A paleobiológia mindenekelőtt felhívta a figyelmet a lépték fontosságára. Vagyis az, hogy milyen skálán szemléljük az evolúciót, meghatározza azt, hogy mit tudunk megfigyelni. A földtörténeti léptékű mintázatok nem feltétlenül magyarázhatóak kizárólag azokkal a populációsintű folyamatokkal, melyek a modern szintézis Dobzhansky által kijelölt módszertanával tanulmányozhatók. Ez azonban nem jelenti automatikusan distinkt makroevolúciós mechanizmusok létének elfogadását és egy rugalmas minimalizmus elutasítását. A paleobiológiai forradalom legfontosabb teoretikus hozzájárulása, a megszakított egyensúly elmélete nem áll szemben az evolúció minimalista felfogásával, sőt, Gould és Eldredge eredeti koncepciója

éppenséggel előfeltételezi azt⁴ (Eldredge-Gould 1972, Gould-Eldredge 1977, Turner 2010). A különbségek nem elsősorban a tudományos diskurzus, hanem a diszciplináris határok megváltoztatására irányuló törekvések keretében értelmezhetőek. Míg a modern szintézis képviselői módszertani megfontolásból a jelenben, laboratóriumban tanulmányozható folyamatokra helyezték a hangsúlyt, addig a paleobiológia képviselői a geológiai skálán megfigyelhető nagy léptékű mintázatokra. Ezt azonban, mint az előző részben rámutattam, nagyrészt éppen a modern szintézis módszertani megfontolásainak, episztemikus értékeinek magukéva tételével kívánták elérni. Ez felfogható úgy, mint a darwini dilemmára adott válaszként, ami a paleontológia adatsoroknak a fosszilis rekord hiányosságaiból eredő episztemikus hátrányait a kvantitatív elemzés irányába eltolva igyekezett megoldani egy részben elméleti, részben pedig gyakorlati problémát.

Konklúzió

Tanulmányomban demonstrálni kívántam, hogy a makroevolúció kérdését kizárólag tudományos problémaként kezelő szemlélet a perspektíva szűkösségéből adódóan a problémakör számos fontos jellegzetességét figyelmen kívül hagyja. A kérdés nem szűkíthető pusztán a mikro- és makroevolúció kapcsolatát firtató, az evolúcióelmélet struktúrájára vonatkozó kérdésként, elszakítva attól a folyamatosan változó tudománytörténeti kontextustól melyben a vita *A fajok eredete* megjelenése óta zajlott. A populációgenetikai irányultságú neodarwini keretelmélet és a paleobiológia közti sokszor harcos ellentét inkább a diszciplináris határok megváltoztatására irányuló küzdelemként értékelhető, mint a makroevolúció redukálhatóságára vagy redukálhatatlanságára vonatkozó, jól artikulált tudományos kérdésként. A modern szintézis minimalizmusa eredetileg módszertani minimalizmus: nem bizonyos entitások és mechanizmusok ontológiai státuszára vonatkozik, hanem arra, hogy milyen módszertannal, milyen szintű modellekkel érdemes elkezdni a kutatást. Ez nem mond ellent annak, hogy ha szükséges, akkor kilépünk a minimális modellünkől - elég erős érvek szólnak amellett, hogy erre számtalan esetben, például a kambriumi robbanás és a nagy

⁴ Annak ellenére igaz ez, hogy a megszakított egyensúly elképzelését később számtalan alkalommal módosító Gould az idő múlásával egyre inkább a neodarwinizmussal szembehelyezkedő álláspontként prezentálja a modellt (lásd pl. Gould 1980; 2002)

evolúciós átmenetek magyarázata esetében szükség van.⁵ A mikro- és makroevolúció distinkció nem eleve adott, hanem az aktuális kutatás fókusza szerint változik, a kérdés inkább a tipikusan makroevolúciónak titulált folyamatok relatív szignifikanciájára vonatkozik egy, a mindkét szintet kezelni tudó területen.⁶

Irodalom

Beatty, J. 1997. Why Do Biologists Argue Like They Do? *Philosophy of Science* 64, 231–242.

Bárdos D. 2014. Tudományfilozófiai és makroevolúciós trendek – az evolúció minimalista modelljei. *Elpis* 2014/1, 81–100.

Burian, R. 1988. Challenges to the evolutionary synthesis. *Evolutionary Biology*, 23, 247–269.

Darwin, C. 2006. *A fajok eredete*. Budapest, Typotex.

Dietrich, M. 2010. Microevolution and macroevolution are governed by the same processes. In: F. J. Ayala – R. Arp (eds.), *Contemporary Debates on Philosophy of Biology*. Malden, MA, Wiley-Blackwell, 169–179.

Dobzhansky, T. 1951. *Genetics and the Origin of Species*. New York, Columbia University Press

Eldredge, N. – Gould, S. J. 1972. Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. In: T. Schopf (szerk.), *Models in paleobiology*. San Francisco, Freeman Cooper, 85–115.

Filipchenko, J. 1927. *Variabilität und Variation*. Berlin, Gebrüder Borntraeger.

Futuyma, D. 2015. Can Modern Evolutionary Theory Explain Macroevolution? In: E. Serrelli – N. Gontier (szerk.) *Macroevolution: Explanation, Interpretation and Evidence*. Springer.

Gasking, E. 1970. *The Rise of Experimental Biology*. New York, Random House.

⁵ Lásd Stereiny 2007.

⁶ A relatív szignifikancia kérdéséhez a biológiában lásd Beatty 1997, a mikro- és makroevolúciós területek szintéziséhez lásd Futuyma 2015, Gontier 2015.

Goldschmidt, R. 1940. *The material basis of evolution*. New York, Columbia University Press.

Gontier, N. 2015. Uniting Micro- with Macroevolution with an Extended Synthesis: Reintegrating Life's Natural History into Evolutionary Studies. In: E. Serrelli – N. Gontier (szerk.) *Macroevolution: Explanation, Interpretation and Evidence*. Springer.

Gould, S. J. 2002. *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge, MA, Harvard University Press.

Gould, S. J. 1980. Is a new and general theory of evolution emerging? *Paleobiology* 6/1, 119–130.

Gould S. J. – Eldredge, N. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology* 3/2, 115–151.

Lennox, J. 2008. Darwinism and Neo-Darwinism. In: S. Sarkar – A. Plutynski (szerk.) *A Companion to the Philosophy of Biology*. Malden: Blackwell Publishing, 77–98.

Somocovitis, B. 1996. *Unifying Biology – The Evolutionary Synthesis and Evolutionary Biology*. Princeton, Princeton University Press.

Sepkoski, D. 2012. *Rereading the Fossil Records – The Growth of Paleobiology as an Evolutionary Discipline*. Chicago, University of Chicago Press.

Sepkoski, D. 2009b. The emergence of paleobiology. In: D. Sepkoski – M. Ruse (szerk.) *The Paleobiological Revolution: Essays on Growth of Modern Paleontology*. Chicago, Chicago University Press, 15–42.

Sepkoski, D. 2009a. The „Delayed Synthesis.” In: J. Cain – M. Ruse (szerk.) *Descended from Darwin: Insights into the History of Evolutionary Studies, 1900–1970*. Philadelphia, PA, American Philosophical Society, 179–197.

Sterelny, K. 2007. Macroevolution, minimalism, and the radiation of the animals. In: D. Hull – M. Ruse (eds.), *The Cambridge Companion to the Philosophy of Biology*. Cambridge, MA, Cambridge University Press, 182–210.

Turner, D. 2010. Punctuated equilibrium and species selection: what does it mean for one theory to suggest another? *Theory in Biosciences*, 129/2, 113–123.